

VARGA ZOLTÁN

Populációk és gének vándorúton

Faunatörténeti és evolúciós folyamatok
Európában és a Kárpát-medencében



Varga Zoltán
zoológus
az MTA doktora

Az élet folytonosságát korlátozott élettartamú egyedek populációi tartják fenn, biztosítva a bennük kódolt genetikai információ továbbadását nemzedékről nemzedékre. Ez az információ az elemi evolúciós tényezők hatására folytonosan változik, és a fajgyarapodás (speciáció) elágazó folyamatai révén evolúciós egyediségek: fajok sokaságát hozza létre. A fajok sokféleségének meghatározott gócterületei, „forró pontjai” vannak. Ilyenek például a trópusi esőerdők, a szigetvilágok, a magashegységek, ahol nagyszámú, szűk elterjedésű bennszülött faj él.

Más területeken viszont a különböző földrajzi eredetű fajok torlódnak össze. Genetikai állományuk elemzése mutatja meg, honnan kerültek hozzánk, milyen utakat tettek meg, és eközben milyen változásokon mentek keresztül. Egyre több molekuláris genetikai bizonyíték mutatja meg, milyen gócterületekből indult ki Európa, ezen belül a Kárpát-medence faunájának jégkorszak utáni benépesedése. A Kárpát-medencének éppen az az egyik leglényegesebb sajátága, hogy több irányból népesült be. Növény- és állatvilágunk számos fajában különböző földrajzi eredetű népségek génanyagai találkoznak, ahogy ezt saját és irodalmi esettanulmányok során át ismertettjük. Rámutatunk arra, hogy a természetvédelemben a genetikai sokféleség védelme éppoly fontos, mint az élőhelyek védelme és a veszélyeztetett fajok megőrzése.

1939-ben született Debrecenben. Tanulmányait a Kossuth Lajos Tudományegyetem Természettudományi Karán végezte biológia, zoológia és ökológia szakon. 1972-ben a biológiatudomány kandidátusa, 1982-ben akadémiai doktora lett.

Pályáját a KLTE oktatójaként kezdte, állatrendszertant, populációgenetikát, evolúciót, biogeográfiát, ökológiát, természetvédelmet tanít, 1982-től az Evolúciós állattani és humánbiológiai tanszék vezetője, 1983-tól egyetemi tanár, 1986–1991 között az intézet igazgatója. Számos expedícióban vett részt (Mongólia: 1986, 1988, Türkmenisztán: 1991, 1992, Altaj: 1993).

Több nemzetközi és hazai tudományos testület elnöke, illetve tagja. Négy évtizedes egyetemi (graduális és posztgraduális) oktatómunkájával, új kutatási irányok kezdeményezésével iskolateremtő munkát végzett. Részt vett a NATURA 2000 (európai jelentőségű védett területek hálózatának kialakítása) program kidolgozásában.

Főbb kutatási területe: a zoológia (entomológia), az ökológia, a biogeográfia, az evolúciókutatás és a természetvédelem.

Evolúció:

az élőlények népességeiben (szaporodásközösségeiben) lezajló genetikai változásokkal leírható és jellemezhető fejlődési folyamat.

Populáció (népesség):

adott faj meghatározott élőhelyen együtt élő, szaporodásközösséget alkotó egyedeinek csoportja, tenyésző népessége.

Speciáció (fajgyarapodás):

a fajképződésnek az a módja, amelynek során reproduktív izoláció révén egy kiinduló fajból két vagy több új faj keletkezik, ezáltal a genetikai információ továbbadása két vagy több önálló törzsfejlődési irányra tagolódva folytatódik.

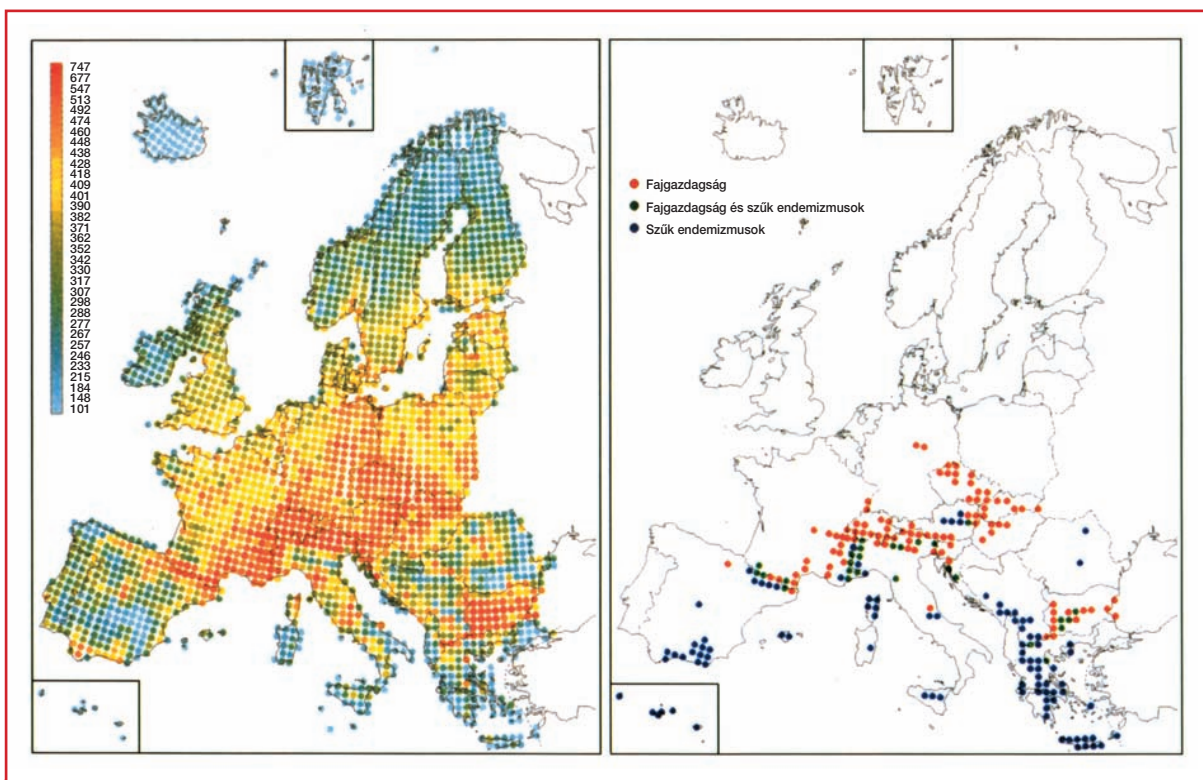
Bevezetés

A bioszféra „színpadán” immár közel hárommilliárd év óta zajlik a hatalmas **evolúciós** színjáték. Az egyes „felvonásokat”, a nagy földtörténeti ciklusok váltásait csak kevés szereplő éli túl. A nagy dráma, az Élet drámája mégis zajlik tovább. Folytonosságát korlátozott élettartamú egyedek népességei – **populációi** – tartják fenn, biztosítva az „élet fonálának”, a bennük kódolt genetikai információnak a továbbadását nemzedékről nemzedékre. Az elemi evolúciós tényezők hatására folytonosan változó – mutáló, szelektálódó és sodródó – genetikai információ a fajgyarapodás (**speciáció**) elágazó folyamatai révén – úgyszintén korlátozott élettartamú – evolúciós egyediségek: fajok sokaságát hozza létre. E folyamat lényege: a genetikai információ széttagolódása önálló szaporodási rendszerekbe, fajokba, amelyeket egymástól szaporodási (**reproduktív**) **izolációs** tényezők választanak el, és amelyek belső összetartozását, evolúciós továbbélését specifikus jelzőrendszerek biztosítják.

A modern biológia egyik alapfelismerése éppen az, hogy a véletlenszerű kombináció elve alapján lehetséges genetikai változatoknak mindig csupán csekély töredéke jön, jöhet létre. És amelyek létrejöhetnek, „ők” sem jelenhetnek meg a bioszféra nagy színpadán bárhol, bármikor, bármilyen mennyiségben. A biológiai sokféleségnek jól jellemezhető téridő-mintázatai vannak.

A fajdiverzitásnak meghatározott „forró pontjai”, gócterületei vannak, amelyek nagyszámú szűk elterjedésű, endemikus faj előfordulásával jellemezhetők. Ezek a gócterületek jelentős egyezést mutatnak a különböző taxonómiai csoportokban, és jellemző rájuk a hosszú távú **ökológiai** stabili-

A biológiai sokféleség Európában és a Kárpát-medencében



tás, amely lehetővé teszi **géc centrumok** kialakulását, a genetikai információ megőrződését és felhalmozódását. A gócterületek endemikus fajainak **filogenetikai** kapcsolatai alapján e területek faunatorrténeti kapcsolatait feltáró **área-dendrogramok** szerkeszthetők.

Emellett vannak olyan átmeneti helyzetű, nagy fajgazdagságú régiók, ahol a bennszülött fajok aránya nem különösebben magas. Ilyen mindegyik Közép-Európa déli, szubmediterrán éghajlatú sávja. Itt a legkülönbözőbb földrajzi eredetű fajok halmozódnak. Ilyen fajtorlódást eredményez például a különböző éghajlati, illetve növényzeti övezetekre jellemző fajok elterjedésének átfedése a Kárpát-medence erdőssztyepp-területein, és az alpi, kárpáti, balkáni kapcsolatú hegységperemi régiókban.

Látni való, hogy Európa legnagyobb faj-sokféleségű sávjának jelentős része régi, hosszú időn át hagyományos módon művelt kultúrtáj, Katalóniától, a Provence-on és Wallis-on át a pannon lankákig és az Erdélyi-medencéig. Ez a tradicionális közép-európai „mozaiktáj” az eredetileg erdős táj-„szövetbe” beépült, nyílt és átmeneti, **ökoton**-jellegű élőhelyeivel (erdőszegélyek, cserjések, fasorok, sövények) rendkívül alkalmas arra, hogy megőrizze a nyílt élőhelyeken tenyésző népségek összeköttetéseit (konnektivitását), és az ilyen élőhelyeknek a sokrétű, fajgazdag életközösségeit, **kompozicionális sokféleségét**. Ezeknek az életközösségeknek a fajkészlete messzemenően alkalmazkodott a hagyományos földhasználattal járó mérsékelt zavaráshoz, mint amilyen a külterjes legeltetés, a kézi kaszálás, a szálaló erdőhasználat stb.

A Kárpát-medence biológiai sokféleségének általános képe: életföldrajzi hatások

A Kárpát-medence a biológiai sokféleség szempontjából különleges helyzetű: hegyvidékek zárják körül, és csak a Duna formálta két kapun át nyílik meg. A Balkán felé nyíló Vaskapun át jutott be a Kárpát-medencébe a jégkorszak után a melegigényes növény- és állatfajok egész sora; a Nyugatra nyíló kapun pedig azok az élőlények, amelyek főleg a Kárpát-medencétől északra és nyugatra terjedtek el. Életföldrajzi képét az határozza meg, hogy a medencét körülvevő hegyvidékek a növényzet és az állatvilág terjedési folyamatait közvetítik és megsűrík. Elszigetelő hatásuk révén viszont azt is lehetővé teszik, hogy az itt megtelepedő élőlények a továbbiakban a saját evolúciós útjukat járják. Ezért az életföldrajzi területi beosztások (így az Európai Unió Élőhely Irányelve, a **NATURA 2000**) a Kárpát-medencét általában önálló egységként kezelik (Pannon Régió).

A Kárpát-medence és ezen belül Magyarország területe a közép-európai lombdők és a kontinentális erdőssztyepp övezetének határán fekszik, jelentős (szub)mediterrán és – elsősorban nyugaton – atlanti hatásokkal. Túl egyszerű volna azonban itt csupán éghajlati és növényzeti övek találkozásá-

Reproduktív izoláció:

az egymástól külső (földrajzi vagy ökológiai) okból és/vagy genetikai megváltozás következtében elkülönülő populációk, az eredetileg egyetlen szaporodási közösséget alkotó csoportok későbbi leszármazottai már nem kereszteződhetnek egymással.

Ökológia:

az élővilág és környezete kölcsönhatásaival, szorosabb értelemben az élőlények populációira ható egzisztenciális kényszerfeltételekkel és ezek törvényszerűségeivel foglalkozó tudomány.

Gének:

meghatározott jellegek kialakulásáért felelős DNS-, illetve kromoszómaszakaszok.

Géc centrum:

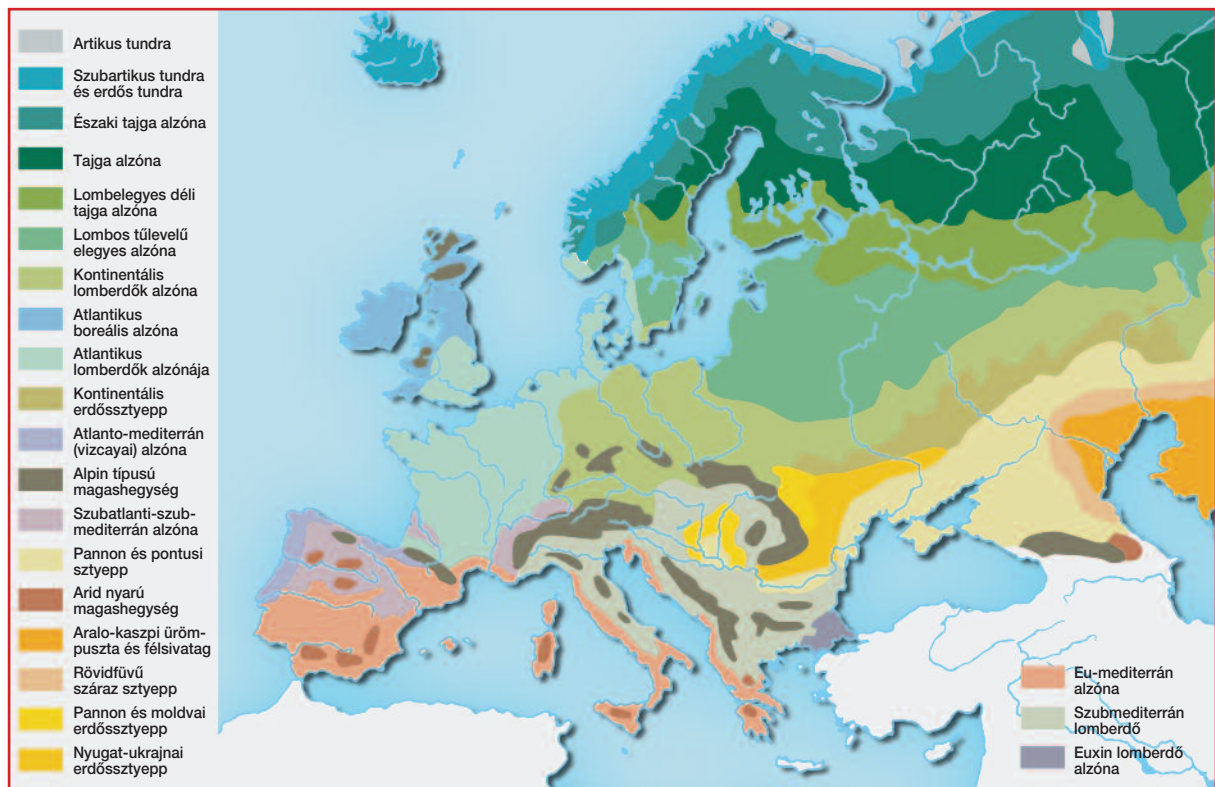
olyan kisebb-nagyobb földrajzi tájegység, ahol valamely termesztett növényfaj vagy -nemeszet ősi fajaiban a legtöbb genetikai változat fordul elő; tágabb értelemben: ahol valamely élőlénycsoport a maximális genetikai változatossággal rendelkezik.

Filogenetika:

törzsfajlódéstan, az élővilág fejlődéstörténetével, fejlődési irányjaival és egységeinek kialakulásával, leszármazási (genealogikus) kapcsolataival foglalkozó tudomány.

Área-dendrogram:

a törzsfajlódási kapcsolatok alapján megrajzolt elterjedéstörténeti törzsfa.



Az életföldrajzi övezetesség Európában

Ökoton (ecoton):

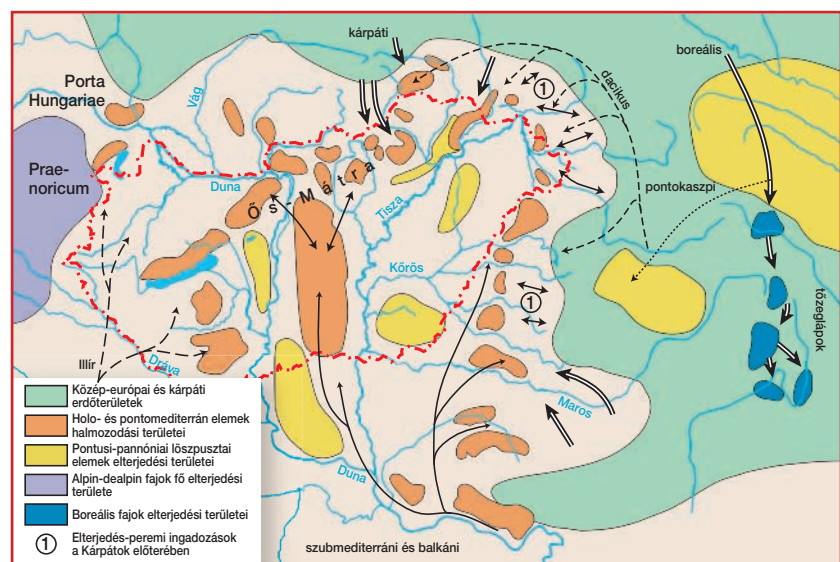
különböző típusú élőhelyek vagy növényzeti övezetek közötti átmeneti sáv, amelyre az ökológiai tényezők fokozatos (grádienszerű) változása jellemző.

Kompozicionális sokféleség:

az életközösségeknek az a szerkezeti sajátossága, hogy nemcsak az ott élő fajok sokféleségével, hanem azok népességeinek mennyiségi arányaival (reprezentációjával) is jellemezhetők.

Klímafüggő dinamikus faunakapcsolatok a Kárpát-medencében

ról és hatásaik átfedéséről beszélni. Tájföldrajzi tanulmányok bizonyítják, hogy a Kárpát-medencére az jellemző, hogy itt megtörik az egyveretű kelet-európai régiókra jellemző nagyléptékű, zavartalan övezetesség, és azt az egyedi sajátosságú tájak sokszínű változatossága váltja fel. Ezeknek a tájaknak a természeti sajátosságait, élőviláguk sokféleségét életközösségeik: erdők, réteik, mocsaraik-lápjaik, megművelt földjeik egymáshoz illeszkedése, térbeli és működési összerendeződésük sajátosságai határozzák meg. Élőviláguk összetételében történeti múltjuk és ökológiai viszonyaik által meghatározott jellemző, egyedi vonások egész sora tükröződik.



A Kárpát-medence életföldrajzi képének alapvonása a flóra- és faunaelemek sokfélesége, *a különböző földrajzi eredetű növény- és állatfajok összetorlódása*. A nagy elterjedésű, Európa vagy Eurázsia jó részén elterjedt fajok kevésbé jellemzőek. Többségük széles tűrőképességű. Nagy számban fordulnak elő az olyan élőhelyeken, ahol az ember hatása mérsékelt erősségű: lombdőkben, kaszálóréteken, nedves területeken. A nagyobb térigényűek viszont az emberi tevékenység hatására visszaszorultak, óriási területekről kipusztultak (például a daru, a tűzok, a hód). Ez jellemző a csúcsragadozókra is (hiúz, farkas, barnamedve), amelyek állományát újabban, főleg a közép-európai országokban, igyekeznek gyarapítani, sőt a kipusztultakat visszatelepíteni.

A flóra- és faunaelemek másik csoportja viszont korlátozott elterjedésű, az adott térség szűkebb területességére jellemző. Az ilyen elterjedésű fajokat életföldrajzi színezőelemeknek nevezzük, amelyek együttesen különösen a változatos domborzatú, talajú és növénytakarójú területeken fordulhatnak elő. A Dunántúli-középhegység alacsonyabb hegyvidékeire például az jellemző, hogy itt jelentőssé válik az égtáj szerinti kitettség és az alapkőzet hatása. Ez teszi lehetővé, hogy az éghajlat időszakos megváltozását a fajok jó része elterjedésének csekély módosulásával, az adott területen belüli élőhelyváltással vészelje át. Ezért élővilágunk kialakulásában nemcsak a hosszú távú terjedésvisszahúzódnási folyamatok lényegesek, hanem a finomabb léptékű, helyi hatások is. Ezt bizonyítják azok az adatok, amelyek a negyedidőszak több éghajlati fázisában látszólag ellentétes igényű, erdőlakó és nyílt területekhez ragaszkodó fajok egyidejű jelenlétét igazolták a medence különböző tájain.

Különösen a Kárpát-medence peremterületeire *jellemző az életföldrajzi színezőelemek nagy változatossága*. Az *Alpokalján* a Keleti-Alpok (*Noricum*) felőli, a nyugat-balkáni (*illír*) és a medence belsejéből jövő (*pannon*) hatások találkoznak. A *Dél-Dunántúl* dombságain és hegyvidékein különösen erős a mediterrán és az illír hatás. Sajátos hatások torlódnak a *Gömör–Tornai karsztvidéken* (Aggteleki- és Szlovákiai-karszt), ahol a kárpáti, az északi-kontinentális (**boreális**) és az arid-hegyvidéki (**xeromontán**) flóra- és faunaelemek találkoznak a medence dombsági-síksági részeire jellemző pannon és szubmediterrán jellegűekkel. Vannak azonban nagy fajváltozatosságú peremterületei az Alföldnek is: ilyen a Dráva-sík és a Bereg–Szatmári-sík, amelyek a környező hegyvidékek hatásait közvetítik az Alföld irányába. A kontinentális hatások főként a medence belső, síksági területeire jellemzőek. Számos faj a **pontuszi** sztyeppekkel és erdőssztyeppekkel közös, de vannak Dél-Szibériáig és Mongóliáig húzódó elterjedésű, hidegtűrő-kontinentális fajaink is. Mások viszont, főként a szikesek és a nyílt homoki gyepek fajai, már a turáni félsivatagi jellegű ürömpuszták felé mutatják a kapcsolatot.

NATURA 2000:

az Európai Unió Élőhely Irányelv alapján kijelölt Európai Jelentőségű Élőhelyek hálózatszerű rendszere, amely az európai jelentőségű élőhelytípusok és fajok népességeinek kedvező természetvédelmi állapotú megőrzésére hivatott.

Boreális:

a hűvös-, illetve hideg-mérsékelt, túlelveli erdőkkel jellemezhető éghajlati övezet.

Boreo-montán fajok:

olyan megszakított (diszjunkt) elterjedésű fajok, amelyek elterjedésének egyik (nagyobb) része a boreális éghajlati, illetve növényzeti (tajga) övben húzódik, elterjedésük másik része pedig a magasabb fekvésű hegyvidéki (szubalpin-montán) erdőövezetekre esik.

Xeromontán fajok:

a (legalább a tenyészidőszakban) száraz éghajlatú (arid), erőteljes fizikai aprózódással jellemezhető hegyvidékek sajátos flóra- és faunaelemei.

Pontuszi fajok:

a Fekete-tengertől északra, illetve a Fekete-tenger és a Kaszpi-tenger közötti sztyeppekre jellemző flóra- és faunaelemek.

Bennszülött fajok (endemizmusok)

Bennszülöttnek a köznap szöhasználat valamely földrész őslakóit nevezi, szemben a bevándorlókkal, akik ma már gyakran az adott térség lakóinak többségét alkotják. Ez az „őslakosság” azonban maga is viszonylagos fo-



Bánáti csiga



A magyar tarsza üde sztyeppprét-jeink bennszülött szöcskefaja

Endemikus (bennszülött) fajok:

olyan növény- vagy állatfajok, amelyek elterjedési területe egy adott életföldrajzi régió szűkebb, meghatározott részére korlátozódik.

Neoendemizmusok:

fiatal negyedidőszaki kialakulású fajok.

Pannonicum:

életföldrajzi területesség a Kárpát-medencében, amelyre a kárpáti és közép-európai erdőövezetek, valamint az erdőssztyepp- és sztyeppövezetekre jellemző növényzeti típusok és állatvilág találkozása, ezáltal a flóra- és faunaelemek sajátos sokfélesége jellemző.

galom, akárcsak az életföldrajzban széles körben használt bennszülött (**endemikus**) faj megjelölés is. A név azt sugallja, mintha ezek a fajok ott jöttek volna létre, ahol ma is élnek. Ez azonban gyakran nem így van. Valószínű, hogy itt alakultak ki azok a Kárpát-medencei bennszülött csigafajok, amelyeket Soós Lajos a Kárpát-medence puhatestű-faunájáról írott klasszikus művében „faunánk ősi törzse”-ként jellemzett, és harmadidőszaki maradványaik nagyjából ugyanazon területekről kerültek elő, mint ahol ma is élnek. Ilyen például a bánáti csiga (*Chilostoma banaticum*), a keleti ajtóscsiga (*Pomatias rivulare*). Ezek azonban inkább kivételek. Kevés esetben állnak rendelkezésünkre olyan fosszilis maradványok, amelyekből az egyes fajok keletkezésének helyét és idejét viszonylag pontosan megállapíthatjuk. Bennszülött fajaink kialakulását akkor érthetjük meg igazán, ha ismerjük fejlődéstörténeti viszonyait, rokonsági kapcsolataikat. Így például a Bükk, az Aggteleki- és a Szlovákiai-karszt bennszülött forráslakó csigája, a kárpáti forráscsiga (*Sadleriana pannonica*) legközelebbi rokonságban a Dinári-karszton élő, barlangi- és karsztforrás-lakó *Hauffenia*-csigákkal áll. Az ilyen rokonsági összefüggések jégkorszak előtti, harmadkori kapcsolatokra utalnak.

Az endemikus fajok eloszlása a Földön egyenlőtlen. Aránylag sok a bennszülött faj számos óceáni szigeten, de jelentős arányú az endemizmus a kontinensek szigetszerű élőhelyein, főként a magashegységekben, valamint a legtöbb trópusi és mérsékelt övi őserdő területén. Ezek a többnyire szűkre szabott területek az úgynevezett *endemizmus-forráspontok*. A Kárpát-medence, bár Európa fiatal kialakulású részéhez tartozik, bizonyos állatcsoportokban bővelkedik bennszülött elemekben. Soós Lajos monográfiájában így ír róla: „Mollusca-faunánk endemizmus olyan váratlanul magas fokú, amilyen csak a szigetfaunákat szokta jellemezni” (29,16%). Hasonló a helyzet egyes talajlakó ízeltlábú-csoportokban is (például kaszáspók: 28%, iker-szelvényesek faji szinten: 7,3%, alfaji szinten további 13,5%), sőt a röpkép-telen rovarcsoportok egy részében is (például csökevényes szárnyú szöcskék és sáskák, futóbogarak és ormányosbogarak). Bennszülött fajok élnek hőforrásokban is, például a Nagyvárad melletti Püspökfürdőn a trópusi eredetű hévízi lóbuszvirág (*Nymphaea lotus* subsp. *thermalis*), hévízi tornyoscsiga (*Melanopsis parreysi*). A Tata környékén és a Bükkalján feltörő hőforrásokban található meg a fekete rajzocsiga (*Theodoxus prevostianus*). Ezekre a régi, jégkorszak előtti „ereklyefajokra” az jellemző, hogy csak ott maradhattak fenn, ahol a különleges élőhelyi viszonyok egyenletes, fagymentes hőmérsékletet biztosítottak számukra. Hegyvidékeink közül sok az endemikus faj a Mecsek, a Bükk, az Aggteleki-hegység karsztjain, barlangi élőhelyein.

Legjelentősebb mértékű az endemizmus a Déli- és Keleti-Kárpátokban, a Bánát hegységeiben és az Erdélyi-szigethegységben. Ilyen például Jósika bárónő orgonája (*Syringa josikaea*), melynek legközelebbi rokona a Himálájában él. A Kárpát-medence belső részein, a **Pannonicum** jellemző élőhelyein viszont többnyire csak fiatal negyedidőszaki eredetű neoendemizmusokkal találkozhatunk, amelyek többsége keleti-mediterrán, balkáni, illetve kontinentális, sztyepplakó vagy félsivatagi kapcsolatú fajoknak a Kárpát-medencében, a negyedkor folyamán izolálódott népességeiből alakult ki. Ilyen például a Pilis sziklagyepeiben a dolomitlen (*Linum dolomiticum*), a

Dunántúli-középhegységben a magyar gurgolya (*Seseli leucospermum*), az Aggteleki- és Szlovák-karszton a tornai vértő (*Onosma tornense*), szikeseinken a magyar sóbolla (*Suaeda pannonica*).

Egy részük – fiatal evolúciós koruk miatt – a legközelebbi rokon populációtól csak alfaji szinten különült el. Ilyen a magyar kökörcsin (*Pulsatilla pratensis* subsp. *hungarica*) és a magyar nőszirm (*Iris aphylla* subsp. *hungarica*). Fiatal endemizmusok azok is, amelyek a Földközi-tenger melléki vagy belső-ázsiai száraz hegyvidékek fajaival rokonok. Több bagolylepke hazánkból leírt nevezéktani törzsalakja, illetve alfaja (vonalkás földibagoly – *Euxoa v. vitta*, kökörcsin-földibagoly – *Chersotis f. fimbriola*, *Ch. fimbriola baloghi*, villányi télibagoly – *Polymixis rufocincta isolata*, vértesi csuklyásbagoly – *Cucullia mixta lorica*) a száraz sziklás-bokorerdős élőhelyek bennszülött lakója. Fiatal negyedkoriak azok a bennszülött fajok vagy alfajok is, ahol a földtörténeti léptékben rövid tartamú izoláció csupán csekély mértékben elkülönült népségek kialakulását tette lehetővé. Ilyenek a *Pannonicum* jellegzetes löszpusztai, sziki, homoki, sziklagyep-lakó fajai-alfajai és melegszáraz tölgyeseink balkáni–kis-ázsiai kapcsolátű bennszülött bagolylepkéi, mint a magyar tavaszi-fésűsbagoly (*Dioszeghyana sch. schmidtii*) és a magyar őszi-fésűsbagoly (*Asteroscopus syriaca decipulae*).



Jósika bárónő orgonája (a szerző akvarellje)

Dácikus és illír fajok

A Pannonicum bennszülött fajaitól elkülönülnek azok a fajcsoportok, amelyek elterjedése a Kárpátok meghatározott területeire korlátozódik. A **dácikus fajok** Erdély hegyvidékeinek jellemző flóra- és faunaelemei. Tágabb értelemben véve ezek a fajok is kárpáti elemek, két okból célszerű azonban őket különválasztani. Sok esetben elterjedésük góca nem maga a kárpáti ív, hanem a Bánát hegyvidékei vagy az Erdélyi-szigethegység, és az ilyen fajok gyakran nem is a magas hegyvidékek lakói. Példa erre az erdélyi ajtócsiga (*Pomatias rivulare*), a bánáti csiga (*Chilostoma banaticum*) vagy az erdélyi futrinka (*Carabus hampei*). Erdőtalajlakó endemizmusok élnek az Erdélyi-szigethegységben (földigiliszták, ászkák és ikerszelvényesek). Kialakulásuk annak köszönhető, hogy a jégkorszakok alatt a medence kedvező éghajlatú peremterületein sokfelé megmaradt a fás vegetáció, ahol az eljegesedéseket a tülevelű erdei fajok mellett a hidegtűrő lomberdei elemek, talajlakó ízeltlábúak, sőt lágy szárú virágos növények (például az erdélyi májvirág – *Hepatica transsylvanica*) is átvészelhették.

Ezeknek a faunaelemeknek a fejlődéstörténeti önállóságát az is bizonyítja, hogy esetenként bennszülött nemeket képviselnek, például a *Mischtschenkotetrix* tövishátú sáska és a Zubovski-hegyisáska (*Zubovskia banatica*). Két röpképtelen, bennszülött sáskafaj (*Miramella ebneri*, *Podismopsis transsylvanica*) a Keleti- és Déli-Kárpátok magas régióira jellemző, ilyenek alfaji szinten egyes magashegységi szerezsenlepkék és araszolólepkék is. A dácikus faunaelemek Magyarországon az Északi-középhegység keleti-északkeleti részére és az Alföld hűvösebb-csapadékosabb éghajlatú keleti-

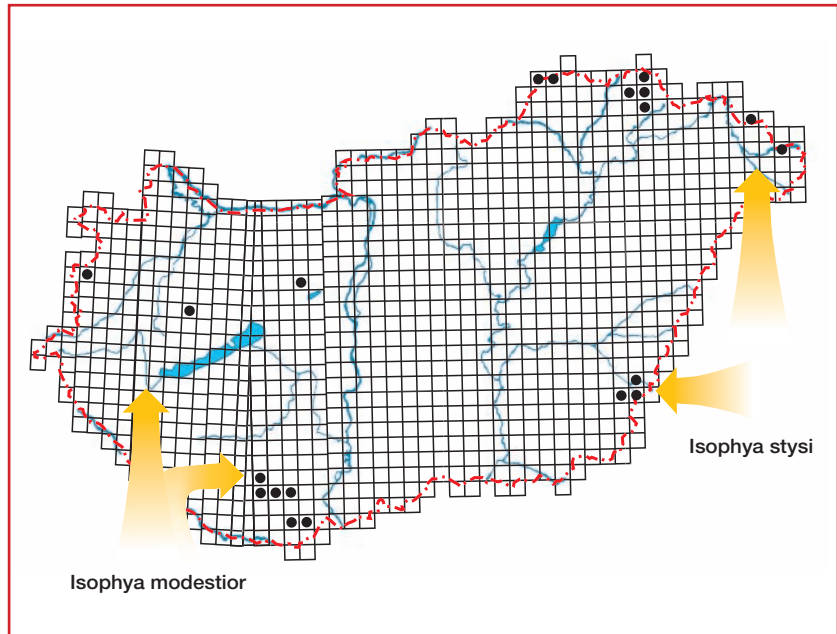
Dácikus fajok:

Erdély hegyvidékeinek jellemző flóra- és faunaelemei.



Az erdélyi tarsza dácikus faj, keletről nyomul be az Északi-középhegységbe és az Alföld keleti peremterületeire

Dácikus fajok illír rokonai



Az erdélyi avarszöcske dácikus faj

Vikariáns:

az a jelenség, amikor családok, nemek, illetve nemzetségek különböző flóra-, illetve faunaterületeken vagy különböző talajokon egymást kizárják és helyettesítik.

északkeleti peremterületeire jellemzőek. Ilyen elterjedésű több csigafaj és egyes röpképtelen egyenesszárnyú fajok is.

Az előbbiekhöz hasonló módon, számos faj élhetett túl, legalábbis az utolsó eljegesedés hideg időszakait a Kárpát-medence délnyugati peremterületein és a hozzájuk szorosan csatlakozó Dinári-hegységben. Őket nevezzük e térség őslakói után *illír elemeknek*. Ezekkel a viszonyokkal magyarázható a Kárpát-medencei élővilág elterjedésének egyik feltűnő sajátossága: az „*illír–dácikus harapófogó*”. Balkáni kapcsolatú fajaink jelentős része kettős ágon nyomul észak felé, egyrészt az Alpok keleti peremén a Bécsi-medence irányába, illetve a Dunántúl déli–délnyugati dombságain át a Dunántúli-középhegység felé, másrészt a Vaskapu és a Bánát hegyei felől, az Erdélyi-szigethegység nyugati peremén át a Nyírség déli–délkeleti része és Kárpátalja irányába. Ez a harapófogószerű két ág jelzi egyúttal a szubmediterrán klímahatást, a medence peremén jelentkező kettős tavaszi–ősz (aequinocialis) csapadékmaximumot, amely közrefogja a medence szemiárid erdőssztyepp-klímájú központját. Ennek a „harapófogónak” a kettős ága egyes fajoknál csupán jelenkori, jégkorszak utáni terjedésre utal, mivel a nyugati és a keleti ág populációi nem térnek el egymástól. Nem különböztethető meg a Villányi-hegység és a Somogyi-dombság ezüsthársa (*Tilia tomentosa*) attól a fától, amely a Nyírségben vagy Kárpátalja szőlőtermő szigethegyein nő. Hasonló elterjedésű lepkéink sem mutatnak alfaji differenciálódást. Velük állíthatók szembe azok az egymást váltó elterjedésű (**vikariáns**) fajpárok, ahol az anatómiai, hangadási és/vagy biokémiai (enzim-mintázatbeli) eltérések meglehetősen hosszabb tartó földrajzi izolációra, különböző jégkorszaki menedékterületeikre vall.

Mediterrán fajok

A mediterrán fajok a Kárpát-medencébe délről hatolnak be, és gyakran itt érik el elterjedésük északi–északnyugati határát. Elterjedési képeik nagyon változatosak. Egy részük ma is csak azokban a térségekben található meg, amelyek éghajlati viszonyai a negyedkori hidegfázisok alatt is viszonylag kedvezőbbek voltak, míg mások az utolsó eljegesedés elmúltával messze terjeszkedtek észak felé (szubmediterrán fajok). Hőigényesek, fajsza-
muk és gyakoriságuk a Kárpát-medencében jellemző területi eloszlású. Különösen sok fajuk fordul elő a Vaskapunál és a Bánságban, de fajgazdagságuk jellemző a Dél-Dunántúlra (Mecsek, Villányi-hegység) is. Ilyen a magyar kikerics (*Colchicum hungaricum*), a majomkosbor (*Orchis simia*), a lónyelvű csodabogyó (*Ruscus hypoglossus*), az ízeltlábúak közül az öves szkolopendra (*Scolopendra cingulata*), az óriás hangyaleső (*Palpares libelluloides*) és az óriás-énekeskabóca (*Lyristes plebeja*). Bőven vannak azonban mediterrán elemek a Kiskunságban (például naprózsa – *Fumana procumbens*, báránypirosító – *Alkanna tinctoria*) és a Dunántúli-középhegységben is (például magas koronafürt – *Coronilla emerus*, szirti üröm – *Artemisia alba* subsp. *saxatilis* stb.), továbbá az Északi-középhegység szubmediterrán mezoklimájú hegylábi területein és déli lejtőin, keleten pedig az Erdélyi-szigethegységtől a Nyírség déli pereméig és Kárpátalja szigethegyeinek déli lejtőig, ahol a szelídgesztenye (*Castanea sativa*) is megél.

Mediterrán faunaelemeink tipikus élőhelyei a molyhostölgyes bokorerdők, a melegkedvelő és mészkedvelő tölgyesek, a homokpusztai tölgyesek, a sziklagyepek és lejtősztyepppek. Elterjedésük mértékében, fő irányában is jelentős eltérések lehetnek, aszerint hogy elterjedésük északi határát a tenyészidőszak elégséges hőösszege (például ilyen sok rovarfogyasztó madár: zöld küllő, fakopáncsok, a patkósdenevérek), vagy inkább fagyérzékenységük (például a halálfejes lepke – *Acherontia atropos*) szabja-e meg. Emellett, mivel a lomberdei fajok zöme az eljegesedéseket a mediterrán félszigetek erdő-refugiumaiban vészelte át, a közép-európai lomberdők jellemző lakóinak jó része is valószínűleg mediterrán eredetű.

A Kárpát-medence utolsó jégkorszakot követő újrabenépesedésében a pontomediterrán göcsterület volt a legjelentősebb, mivel a Kárpát-medence délnyugati és délkeleti peremterületei közvetlenül összefüggtek a balkáni erdőrefugiumokkal. Pontomediterrán flóraelemekben ezért szintén a Vaskapu vidéke és a Bánát a leggazdagabb; számos faj innen nem is terjed tovább, mint például a déli ostorfa (*Celtis australis*), a magyar tulipán (*Tulipa hungarica*) stb. A pontomediterrán elemek a tenyészidőszak magas hőszegét igénylik, ezért a hőigényes növénytársulások (molyhostölgyesek, sztyepprétek és sziklagyepek) fajösszetételében az átlagosnál nagyobb arányban vannak jelen, ilyen például a sajmeggy (*Cerasus mahaleb*), a csereszömörce (*Cotinus coggygria*). Sok fajuk az erdőssztyepp-társulásokra jellemző, például a nagy erősfű (*Dictamnus albus*), a tatárjuhar (*Acer tataricum*) stb. Több pontomediterrán tápnövény-specialista lepke hernyója ezeknek a növénytársulásoknak valamelyik jellemző fajan él, így például a



Majomkosbor



Óriás-énekeskabóca

Refugium:

menedékterület. Olyan terület(ek), ahol éghajlati változások idején az élőlények jelentős része képes átvészelni a kedvezőtlen időszakot.



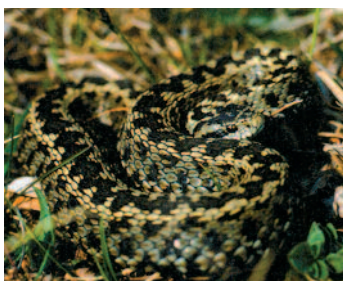
Keleti gyertyán terméságazata



Tátorján

Reliktumfaj (maradványfaj):

olyan növény- vagy állatfajok, amelyek a földtörténet korábbi, a maitól eltérő életkörülményei között, az adott területen szélesebb körben terjedtek el, ma azonban ott vagy másutt elszigetelten fordulnak elő.



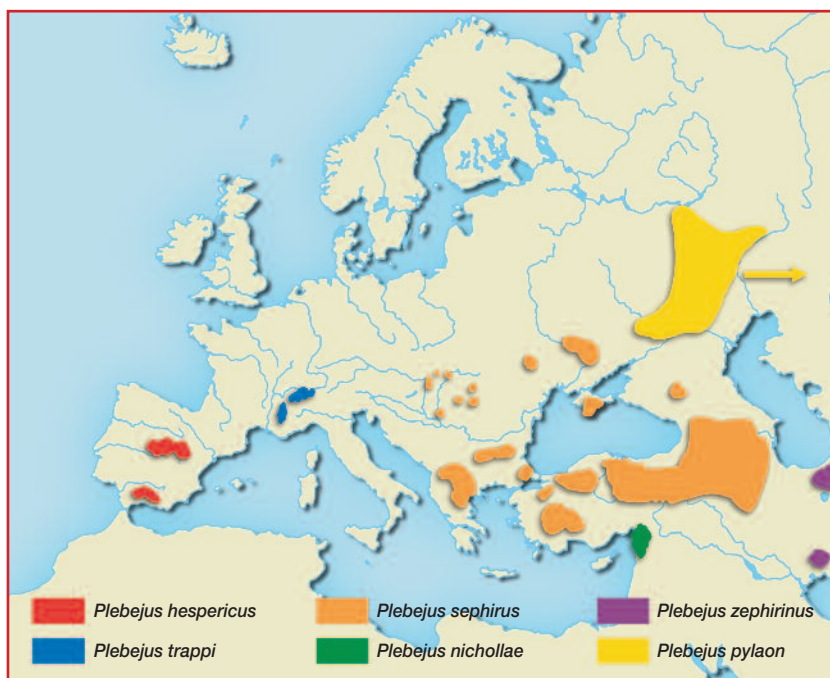
A Kárpát-medence különleges endemikus gerincese, a rákosi vipera

molyhostölgyön él – sok egyéb faj mellett – a magyar téliaraszoló (*Erannis ankeraria*), a magyar púposzövő (*Phalera bucephaloides*), a pukkantó duda-fürtön (*Colutea arborescens*) a magyar boglárka (*Glaucopsyche jolas*), a nagy erősfüvön (*Dictamnus albus*) az ezerjófű-bagolylepke (*Pyrrhia purpurina*). Néhányuk elterjedése elszigetelt, maradványjellegű; ilyen a keleti gyertyán (*Carpinus orientalis*) a Vértesben, illetve több balkáni–kis-ázsiai lepkefaj, amely nálunk éri el elterjedésének északi–északnyugati határát, például a magyar faaraszoló (*Phthonandria viertlii*), a magyar téliaraszoló (*Erannis ankeraria*), a magyar őszi-fésűsbagoly (*Asteroscopus syriacus decipulae*), a magyar tavaszi-fésűsbagoly (*Dioszeghyana schmidtii*) stb.

Sztyeppei (ponto-kaszpi) és déli-kontinentális fajok

Az eurázsiai sztyepp- és erdőssztyepp-övezetre jellemző kontinentális fajok nyugati elterjedési határa általában Közép-Európa keleti részén, gyakran a Kárpát-medencében vagy annak nyugati „kapujában” (Bécsi-medence, Morva-mező) van. Közülük a tátorján (*Crambe tataria*) és a kisvirágú macskamenta (*Nepeta parviflora*) a Mezőföldre, a bókóló zsálya (*Salvia nutans*) és az erdélyi hérics (*Adonis hybrida*) a békési–csongrádi löszpusztagyepekig, a keskenylevelű bazsarózsa (*Paeonia tenuifolia*) az erdélyi Mezőségig terjed legnyugatabbra. Elterjedésük keleten a délorosz és kazahsztáni sztyeppeken keresztül Dél-Szibériáig vagy Mongóliáig húzódik, ilyen például a cseplesz-meggy (*Cerasus fruticosa*), a törpemandula (*Amygdalus nana*), a macskahere (*Phlomis tuberosa*). Sztyepplakó fajaink az előbbi csoporthoz annyiban hasonlók, hogy a Kárpát-medencébe zömmel szintén délkeleti irányból, a Vaskapu felől nyomultak be, ám vannak olyanok is, amelyek a medence belsajét a Dévényi-kapun át közelítették meg, sőt olyanok is, amelyek számára a Keleti-Kárpátok korábban még nem képeztek akadályt. Utóbbi csoportba tartoznak például az Erdélyi-medence maradványjellegű sztyepplakó lepkéi (például az erdélyi csinosboglárka – *Philotes bavius hungaricus*, a *Muschampia cribrellum* busalepke, az *Agrotis trifurca* bagolylepke). Szintén korábbi eredetű, maradványjellegű (**reliktumfaj**) sztyepppei fajunk a száraz magas-hegységekben közelrokon fajokkal képviselt fóti boglárka (*Plebejus sephirus*), amelynek hernyója csupán két csüdfű fajon, a szártalan- és a gypjas csüdfűvön (*Astragalus exscapus*, *A. dasyanthus*) fejlődhet. Elterjedése a Kárpát-medencében az ősi sztyeppnövényzet apró maradványfoltjaira (Kiskunság, Fóti-Somlyó, Tokaji-hegy, Deliblát, Erdélyi-medence) szakadozik szét. E népségeik között már mutatkoznak bizonyos genetikai eltérések

Maradványjellegűek azok a sztyepppei lepkefajaink is, amelyek a Dunántúli-középhegységben az alapkőzet fizikai mállása miatt a soha be nem erdősülő dolomit-kopárjainkon élnek, amilyen például a csüngőaraszoló (*Phyllometra culminaria*) és a vértési csuklyásbagoly (*Cucullia mixta lorica*). Kárpát-medencei népségeiket kilométerek ezrei választják el a dél-orosz-



A fóti boglárkalepke hímje, a hernyó tápnövényén, a gyapjas csűdfűvön pihen

A ponto-kaszi fóti boglárkalepke és allopatrikus testvérfajainak elterjedése

országi, Urál vidéki vagy a kazahsztáni sztyeppéken élő rokonaiktól. Vannak viszont olyan sztyeppplakó fajok is, amelyek az ember-létrehozta nyílt tájakhoz, a „kultúrsztyepphez” alkalmazkodva, csupán az utóbbi évtizedekben kezdtek el rohamosan terjeszkedni. Ezt tette lucernaföldeinken a sztyepppei kéneslepke (*Colias erate*), amely ma már a Duna völgye mentén Felső-Ausztriáig hatol. Egyes sztyepppei fajokat a Kárpát-medencében bennszülött alfajok képviselnek, ilyen faunánk egyik legveszélyeztetettebb tagja, a sajnos, már genetikailag elszegényedett népességű rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*). Törzsalakja az Appennini-félszigeten él (*Vipera ursinii ursinii*), míg a kelet-európai sztyeppzónában egy rokon faj, a *Vipera renardii* terjedt el.

A ponto-kaszi elterjedési típust képviselő gerinces állatok többnyire a Kárpát-medence belső, síkvidéki-dombsági régióira jellemzőek. Ilyen például a nálunk gyakori, ám Közép-Európában már ritkaságszámba menő ürge (*Citellus citellus*) és hörcsög (*Cricetus cricetus*), odáig el sem jutó fajaink közül pedig a molnárgörény (*Putorius eversmanni*), a csíkos szöcskegér (*Sicista trizona*) és a nyugati földikutya (*Nannospalax leucodon*). Egyes ponto-kaszi elterjedésű madaraktól a világállomány jelentős része él nálunk, ilyen a kerecsensólyom (*Falco cherrug*), a kékvércse (*Falco vespertinus*). Számos ponto-kaszi faunaelem gyepeink jellemző lakója, például homoki gyepeken a homoki gyík (*Lacerta taurica*), sziki gyepeken a rövidnyakú (*Dociostaurus brevicollis*) és a pontuszi sáska (*Epacromius tergestinus ponticus*).

Mivel a fiatalabb jégkorszakok idején a délkelet-európai térségben erdőmenedékek is voltak, jó néhány ponto-kaszi fajunk erdő- és erdőszegélylakó, mint a nagy fülemüle (*Luscinia luscinia*), a két fehérsávú lepke (*Neptis sappho*, *N. rivularis*) és a keleti mustárlepke (*Leptidea morsei major*). Áréájuk gyakran kombinálódik mandzsuri-kelet-szibériai elterjedéssel. Ha még ma is szűk, szétdarabolt elterjedésűek, ez egyúttal korábbi menedékterületeik helyzetét is megmutatja. Védett fajaink közül például ilyenek a magyar



Kékvércse



Homoki gyepeken figyelhető meg a homoki gyík



A díszes tarkalepke a ligeterdő-szegélyek veszélyeztetett jelzőfaja

színjátszólepke (*Apatura metis metis*), a Metelka-medvelepke (*Rhyparioides flavidus metelkanus*) és a keleti lápibagolylepke (*Arytrura musculus*) népszerűsége a Kárpát-medencében, az Al-Duna mentén és a Duna-deltában.

Mivel Eurázsia legtöbb hegysége nyugat–keleti lefutású az Ibériai-félszigettől kezdve egészen a Bajkálontúl, mérsékelt övi Euráziára az egész nygyedidőszak folyamán a kelet–nyugati irányú hosszú távú flóra- és faunamozgások voltak jellemzőek. Ezért a kontinentális éghajlatú Kárpát-medencében jelentős a dél-szibériai fajok aránya is. Ilyen elterjedésű sziklacserjéseink és száraz gyepeink több jellemző faja, mint például a méregölő sisakvirág (*Aconitum anthora*), a szirti gyöngy vessző (*Spiraea media*) és a tátogó kökörcsin (*Pulsatilla patens*). Különösen érdekesek azok a fajok, mint az északi sárkányfű (*Dracocephalum ruyschiana*), amelyek a jégkorszaki hideg-kontinentális éghajlati fázisok maradványai. Ebbe a dél-szibériai, kontinentális elterjedési típusba tartozik síksági nedves réteink több jellemző sáskája-szöcskéje, és néhány, a nedves rétekre, láperdőkre jellemző lepkefaj. Utóbbiak leginkább az Alföld vizeken gazdag peremeken fordulnak elő: a Dráva-melléken és a Bereg–Szatmári-síkság. Itt erős populációk élnek még több, Európa-szerte veszélyeztetett és az Élőhely Irányelv által védett nappali lepkefajból, mint a díszes tarkalepke (*Euphydryas maturna*), a vérfű- és a sötét hangyaboglárka (*Maculinea teleius*, *M. nausithous*). Megőrzésük a hazai természetvédelem fontos feladata és felelőssége.

Xeromontán fajok

A bioszféra egyik nagy egységét az *orobiómok*, vagyis azok az ökoszisztémák alkotják, ahol a nagy tengerszint feletti magasságokban az alacsony hőmérséklet és gyakran a vízhiány miatt is csak az év egy rövid, legfeljebb három hónapnyi szakában lehetséges elsődleges szervesanyag-termelés. Ha az orobiómokban az év jelentős részében hullik, és átjegesedett csontként (*firm*) felhalmozódik a szilárd halmazállapotú csapadék, akkor az ilyen hegységekben a glaciális felszínformálódás uralkodik, és rájuk az ilyen élőhelyekhez alkalmazkodott úgynevezett **alpin** flóra- és faunatípus a jellemző. Az orobiómok másik típusát azok a hegyvidékek képviselik, ahol az év nagy része csapadékhányos, ezért legfeljebb a legnagyobb magasságokban láthatunk glaciális formákat, egyébként a száraz (*arid*) térségekre jellemző fizikai aprózódási folyamatok alakítják a domborzatot, ahogyan ezt a mediterrán térségben és Belső-Ázsiában sokfelé látjuk. Az ilyen típusú hegyvidéki élőhelyeket, a rájuk jellemző flóra- és faunatípust xeromontánnak, száraz-hegyvidékinek nevezzük. Nevezetes bennszülött fajaink közül több is ilyen eredetű, mint a dolomitlen (*Linum dolomiticum*), amelynek testvérfaja a görögországi magashegységekben élő *Linum elegans*, vagy például a tornai vértő (*Onosma tornense*), amelynek több közeli rokona él a mediterrán hegyvidékeken.

A xeromontán faunatípusnak az önállóságát először a madártan kutatói ismerték fel, a mediterrán száraz hegyvidékek sziklás élőhelyeit lakó madár-fajok, például a tarvarjú (*Geronticus eremita*), a kövirigó (*Monticola saxatilis*

Alpin fajok:

olyan növény- és állatfajok, amelyek a magashegységek erdőhatár fölötti övezetében fordulnak elő.

Genus (nem):

állattrendszertani egység.

stb.) kapcsán. Kitűnt, hogy számos, jellemzően magashegységi faj, például a havasi varjú (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), a havasi szürkebegy (*Laiscopus colларis*) is xeromontán eredetű. Az arid magashegységek fontos fajgazdagsági központok a sáskáknál, ahol a fizikai aprózódással formálódó felszínek önálló, *saxobiotikus* fajcsoportját különítették el. Jellemző a xeromontán faunatípus a gyászbogarak (*Tenebrionidae*) családjában, a szemeslepkék (*Satyridae*) számos nemében, a *Polyommatus* boglárkalepkék körében és számos fajgazdag bagolylepké **genus**ban (*Euxoa*, *Dichagyris*, *Chersotis*, *Rhyacia*). Utóbbiak hernyói a száraz hegyvidékek törmelékes vázatalaiban élnek, és a járataikba húzott növényi részeket ott fogyasztják el. Ezáltal nélkülözhetetlen szerepük van az ilyen élőhelyek anyagforgalmában.

A xeromontán faunaelemek Európában főként a jégkorszak végső fázisainak hideg-száraz, kontinentális éghajlatú szakaszaiban honosodtak meg. Ma már csak a mediterrán és a belső-ázsiai magashegységekben vannak olyan növényzeti övek, amelyekben nagyobb fajszámmal fordulnak elő. Közép-Európában és a Kárpát-medencében viszont csak a sziklás élőhelyek beerdősödése ellen ható helyi alapközet-talajtani (edafikus) tényezők teszik lehetővé ilyen fajok fennmaradását. Magyarországon rendkívül helyhez-kötött előfordulásúak; viszonylag több él közülük a Dunántúli-középhegység dolomitterületein, a Bükk és az Aggteleki-karszt sziklás letörésein. Néhány fajt éppenséggel magyarországi (Buda-környéki) példányok alapján írtak le, amilyen a kökörccsin-földibagoly (*Chersotis fimbriola*) és a vonalkás



A dolomitlen a Kis-Szénás dolomit sziklagyepeinek xeromontán eredetű bennszülött faja



Xeromontán faunaelem:
az ál-olaszsáska (*Paracaloptenus caloptenoides*) és elterjedése
Délkelet-Európában



Az ál-olaszsáska balkáni, száraz-hegyvidéki faj



Génáramlás:

valamely gén egy vagy több alléljának folyamatos vagy rendszeresen ismétlődő átjutása valamely faj egyik populációjából az adott faj másik populációjába egyedek vándorlása útján vagy szaporítószervek, illetve ivarsejtek közvetítésével.

Szelekció (kiválogatódás):

az evolúció fontos tényezője, amelynek lényege a különböző genetikai változatok eltérő alkalmazkodó- és túlélőképessége, ezáltal eltérő továbbzaporodási esélye meghatározott környezeti feltételek között.

Filogeográfia:

az elterjedési területek kialakulása, változása során lezajló evolúciógénetikai változásokat kutatja. Fő célja a jelenlegi elterjedés kialakulásának evolúciós magyarázata, ehhez jelző értékű genetikai sajátosságokat (markereket) használ.

Biogeográfia (életföldrajz):

az élőlények és közösségeik földrajzi elterjedésének és elterjedéstörténetének tudománya.

Taxonómia:

rendszertan.

Posztglaciális:

az utolsó eljegesedési hullám (Würm) utáni, mintegy 12 000 évvel ezelőtt kezdődött földtörténeti időszak. Jellemző rá a jégpajzsok és -takarók visszahúzódása, a viszonylag stabil, felmelegedő éghajlati szituáció.

földibagoly (*Euxoa vitta*). Előbbi faj a Kárpát-medencében éri el elterjedésének abszolút északi határát. Fontos élőhelyeik még a Szlovákiai-karszt, a Szlovák Paradicsom, az Erdélyi-szigethegység és a Keleti-Kárpátok belső mészkő-övének szurdokai, szigethegyei, szirtjei. A hazai fajok többsége mediterrán-hegyvidéki kapcsolatú, mint az *Euxoa*, *Dichagyris* és *Chersotis* nembe tartozó bagolylepkék. Az élővilágában is világörökség-értékű Aggteleki-karszt és a Szlovák-karszt fajgazdagságának fontos tényezője a xeromontán fajok jelenléte, egy részük a nyílt, sziklás letöréseken, másik részük a rövid fűvű dolomitgyepekben fordul elő, mint például a balkáni rokonságú ál-olaszsáska (*Paracaloptenus caloptenoides*), amely legtöbb Kárpát-medencei korábbi élőhelyéről eltűnt. Vizsgálataink alapján tisztázódott, hogy a moszatgomba-fertőzésekkel szembeni érzékenysége kényszeríti arra, hogy a legszárazabb élőhelyekhez ragaszkodjék.

Egy új tudományos irány, a filogeográfia: általános alapelvek

A populációk földrajzi szerkezetének két, egymással kölcsönható, alapvető komponense: a népesedési (demográfiai) és a genetikai struktúra. A demográfiai és a genetikai vizsgálati módszerek kombinációjával olyan alapvető, populációs szintű folyamatok vizsgálata válik lehetővé, mint a vándorlás és **génáramlás**, a **szelekció** és a véletlenszerű génsodródás (*drift*), a populációk túlélése, illetőleg kipusztulása stb. Ezeknek a folyamatoknak az elemzése révén tárul fel az elterjedési területek szerkezete és történeti-evolúciós dinamikája. Azt a kutatási irányt, amelyben az elterjedési változások folyamatait jelzésértékű genetikai sajátosságok (markerek) alapján vizsgáljuk, J. C. Avise által javasolt kifejezéssel **filogeográfia**nak nevezzük. Ez a kutatási irány azóta az *evolúciógénetika* és az *életföldrajz* (**biogeográfia**) mintegy két évtized óta rohamosan fejlődő határterületévé vált. Lehetőségeinek gazdagsága e két tudományterület eredményeinek szintéziséből fakad.

A filogeográfia eszköztára egész sor **taxonómiai**, filogenetikai és biogeográfiai kérdés újvizsgálatát teszi lehetővé. A biogeográfia eddig sem szűkölködött merész, ám olykor csak közvetett bizonyítékokra épülő hipotézisekben. Még a földtörténeti közelmúlt ökoszisztémái viszonyaira, az utolsó eljegesedés időszakának menedékterületeire és a **posztglaciális** terjedési folyamatokra vonatkozó elgondolásokat is csak bizonyos élőlénycsoportokban lehetett fosszilis leletanyaggal alátámasztani. Sok hipotézist alapoztak taxonómiai eltérésekre és a feltételezett rokonsági viszonyokra. Kevés adat volt azonban arról, hogy amit taxonómiai különbségnek tekintünk, annak hátterében milyen mértékű genetikai különbség áll, illetve amit rokonságnak vélünk, az valóban genetikai hasonlóságon alapszik-e. Sok hipotézist fogalmaztak meg arra vonatkozóan, hogyan formáltak át a jégkorszakok Eurázsia élővilágát, és milyen refugiumokba visszahúzódva vészelték át az élővilág egyes tagjai a számukra kedvezőtlen időszakokat, eközben hogyan válhattak

új fajokká a korábbi ősfajok különböző menedékterületekre szétagolt népességei. Az egyértelmű bizonyítékok viszont sokáig vártak magukra.

Jelenleg viszont egyre több, molekuláris módszerekkel kapott „kemény” bizonyíték mutatja meg, merre voltak erdőalkotó fáink és a bennük élő szűbogarok jégkorszaki menedékei, és milyen gócterületekből indult ki Európa, ezen belül a Kárpát-medence faunájának jégkorszak utáni benépesedése. Ezek a vizsgálatok mutatták meg, hogy míg egyes fajok csupán egyetlen refugiumból terjedtek északra, addig sok fajnál több gócterület is szerepet játszott a korábban elnéptelenedett területek újranépesítésében, részben a mediterrán félszigetek felől (tölgyek, bükk, mezei- és kőszapocok, számos boglárka- és szemeslepkefaj stb.), G. M. Hewitt több modellesetét („paradigmát”) állapított meg ezekre vonatkozóan a jégkorszakok genetikai örökségéről írt munkáiban. Jól ismertnek vélt fajokról tűnt ki, hogy genetikailag nem egységesek; nagy elterjedésük egymással érintkező elterjedésű rokon fajok mozaikszerű rész-aréaiból tevődik össze, mint amilyen. a tarajos gőte fajcsoport (*Triturus cristatus* agg.), vagy ellenkezőleg: a korábban elszigetelt génállományok hibridzónák „varrataival” kapcsolódnak egymáshoz, mint az erdei cickány (*Sorex araneus*), a mocsári teknős (*Emys orbicularis*) és sok-sok más faj esetében. Ezek a vizsgálatok igazolták, hogy helyesek voltak egyes kutatók korábbi, szinte intuitív meglátásai a mediterrán menedékterületek „másodlagos” tagolódásáról. Bebizonyosodott azonban az is, hogy számos fajnál Európa benépesedésében a kontinentális eurázsiai térségből származó populációk is jelentős szerepet játszottak, például a lucfenyő, a barnamedve, több madár- és lepkefaj, általában pedig a túllevelű erdőöv fajai esetében, megerősítve azt a korábbi megállapításunkat, hogy ezeknek a fajoknak önálló fennmaradási-szétterjedési gócterületei voltak a mediterrán félszigetek hegyvidékein is, mai arányuk tehát többközpontú (policentrikus) szerkezetű. Ezen túlmenően, a fajképződés elágazó folyamatainak téridőbeli összefüggései is egyre inkább a molekuláris jellegek vizsgálatára alapozhatók.



Mocsári teknős

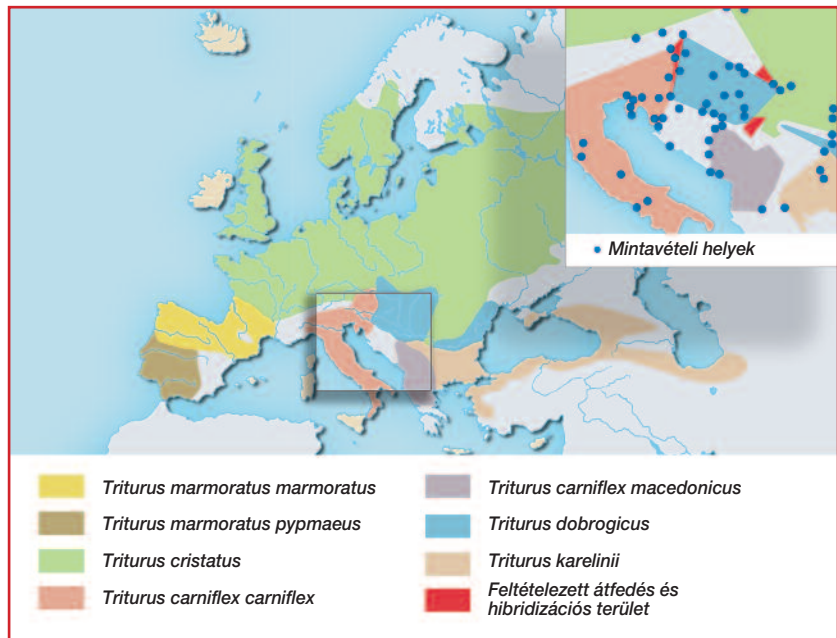


Lucfenyő

A Kárpát-medence posztglaciális benépesedése: areográfia és filogeográfia

A Kárpát-medence Európa legnagyobb fajgazdagságú területeihez tartozik. Mivel a negyedkori klímaváltozások folyamán végig átmeneti helyzetű volt, így különféle eredetű flóra- és faunaelemek találkozási övezetévé válhatott. Az átmeneti jellegű klíma és a különféle geológiai, domborzati, talajtani és vegetációs sajátosságú tájak mozaikszerű egymáshoz illeszkedése és egymásba ékelődése volt az, ami minden egyes klímafázisban nagyszámú faj megtelepedését, illetve a korábbi klímafázisokból itt maradt fajok túlélési lehetőségét biztosította. A medence délkeleti–délnyugati peremterületei közvetlen kapcsolatban álltak a balkáni és Alpok-peremi erdőrefugiumokkal, emellett

A tarajos göte fajcsoportjának elterjedése Európában és Európa délkeleti részén. A Kárpát-medencében és környékén négy, genetikailag eltérő népesség elterjedése érintkezik.



a medence kedvezőbb éghajlatú peremein is megőrződhetnek a túlevelűek és hidegtűrő lombos fák foltszerű erdőmenedékei.

Korábbi vizsgálatok több esetben megmutatták, hogy a Kárpát-medence **evolúciógenetikai** szempontból sajátos „fókuszterület”, a különböző irányokból ideérkező népségek kontaktövezete. Kitűnt, hogy a medence nyugati peremterületén a tarajos göte (*Triturus cristatus* agg.) fajcsoport három elkülönült elterjedésű (**allopatrikus**) alakjának, az észak-közép-európai *T. cristatus*-nak, az **adriatomediterrán** *T. carniflex*-nek és a **pontuszi-pannon** *T. dobrogicus*-nak az áréája érintkezik. A Dunántúl tagolt dombvidékein találkoznak egymással az Al-Duna felől az Alföld irányába terjedő, a síkvidéki mocsarakhoz ragaszkodó vöröshasú unka (*Bombina bombina*) és a nyugati Balkán-félsziget hegyvidékei felől északra terjeszkedő sárgahasú unka (*B. variegata*) népségei, változatos genetikai összetételű hibridpopulációkat hozva létre, de nem szüntette meg a populációk zömének faji önállóságát. Nagy genetikai változatosságúak a mocsári béka (*Rana arvalis*) Kárpát-medencei populációi. A **mitondriális DNS** alapján elkülöníthető három fő népségtípus közül az egyik Európa-szerte elterjedt, így nálunk is, viszont a két további típus közül az egyik a Kárpát-medence délnyugati-nyugati területeire, a másik pedig az északkeleti részére korlátozódik, jelezve menedékterületeik helyzetét. A Kárpát-medence déli része hibridizációs övezetnek bizonyult a mocsári teknős két különböző refugiumból terjedő alfaja, az utolsó eljegesedési fázist követően gyorsan terjedő ponto-kaszi gócú törzsalak (*Emys orbicularis orbicularis*) és a Balkán felől a Vaskapun át a Kárpát-medencébe érkező *E. o. hellenica* esetében is. Nemrég derült ki az is, hogy az északi pocok (*Microtus oeconomus*) hazai lápvidékeinken fennmaradt reliktum-népségei nem különböznek el genetikailag az Észak-Európában elterjedt populációktól, tehát egy korábban nagy elterjedésű populációcsoport különösebb változás nélkül itt szakadt töredékei.

Evolúciógenetika:

az evolúciótannak az a részterülete, amely a fajon belüli változékonyság és a fajkeletkezés genetikai tényezőit és mechanizmusait kutatja.

Allopatrikus:

olyan faj, amelynek egy másik, általában vele közelirokon fajhoz képest különálló elterjedési területe van, amely legfeljebb érintkezik a másik fajéval, ennek következtében a két faj közötti génáramlás nem lehetséges vagy nagyon korlátozott.

Adriatomediterrán:

olyan faj vagy alfaj, amelynek elterjedési gócterülete a központi mediterrán térség (Appennini-félsziget és Dél-Franciaország).

Kárpát-medencei népességek európai összefüggésekben

Két európai léptékű esettanulmány

Esettanulmányainkban először egy kettős gócterületű mediterrán boglárkalepke, majd egy nagy elterjedésű, több alfajra tagolódó euroszibériai szemeslepke nagyobb földrajzi léptékű vizsgálatának eredményeit foglaljuk össze.

Az észak-mediterrán elterjedésű ezüstkék boglárkalepke (*Polyommatus coridon*) három fő populációcsoportra tagolódik: a pontomediterrán nevezéktani törzsalak (*P. coridon coridon*) a Balkánon, a Kárpát-medencében és Közép-Európa keleti részén él, az adriatomediterrán gócú alfaj (*P. coridon appeninus*) az Appennini-félszigeten, az Ibériai-félsziget északi részén, továbbá Nyugat-Európában és Közép-Európa nyugati részén fordul elő. Az izoenzim-vizsgálatok eredményei is azt igazolták, hogy a faj az utolsó eljegesedést két fő menedékterületen vészelte át: a Balkán-félsziget északi részén és a vele határos pontuszi területen, illetve Olaszország és Dél-Franciaország mediterrán térségében. Az észak felé terjedés során a genetikai változatosság jelentős csökkenése zajlott le: míg a Dunántúli-középhegységtől az Aggteleki-karsztig az enzimlokuszonkénti átlagos allélszám $3,4 \pm 1,8$ (19 enzimlokusz alapján), addig az area peremén élő észak-németországi, lengyelországi populációkban ez az érték 1,9-re csökken. A mediterrán refugiumok jelentőségét mutatja emellett az a tény is, hogy a *P. coridon* mellett e térségben több, szűkebb elterjedésű faj él, például a *P. hispana* Dél-Franciaországban és Északkelet-Spanyolországban, *P. albicans* Spanyolország keleti-délkeleti részén és az Atlasz-hegységben és *P. caelestissimus* Spanyolország központi részén. Ezek a fajok a *P. coridon*nal szemben jelentős genetikai távolságokat mutatnak.

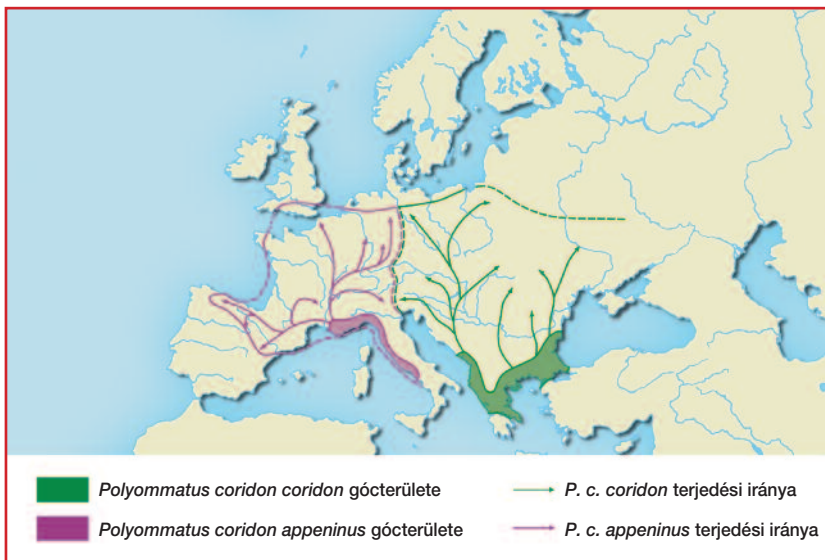
A tavaszi szerecsenlepke (*Erebia medusa*) egyike az Eurázsiaiában szélesen elterjedt, Európa középső és keleti részének rétején, gyepeiben általánosan

Pontuszi-pannon fajok:

az előbbiekhöz hasonló elterjedésű sztyepei fajok, de a Kárpát-medence sztyepp- és erdősztyepp-területein is megvannak (például piros kígyószisz, kis földikutyta).

Mitokondriális gén:

a mitokondrium önálló genetikai információhordozó DNS-állományának meghatározott szakasza. A megtermékenyített petesejtbe a petéből kerül, tehát anyai öröklődésű, ezért különösen alkalmas leszármazási vonalak, összeköttetések bizonyítására (bár újabban felvetik, hogy kivételesen apai mitokondriális öröklődés is lehetséges).



Az adriatomediterrán–ponto-mediterrán bicentrikus elterjedésű ezüstkék boglárkalepke (*Polyommatus coridon*) két alfajának gócterületei és fő terjedési irányai

Allél:

adott génhelyen (lokusz) lehetséges alternatív génforma, amely a Mendel-féle öröklés-menetben valamely tulajdonság különböző megjelenési formáiért felelős.

Mikroszatellit:

a sejtmag DNS-állományának az a része, amelyben rövid polinukleotid-szakaszok sokszorosan ismétlődnek. Több állatcsoportban jelentős változékonyságot mutatnak.

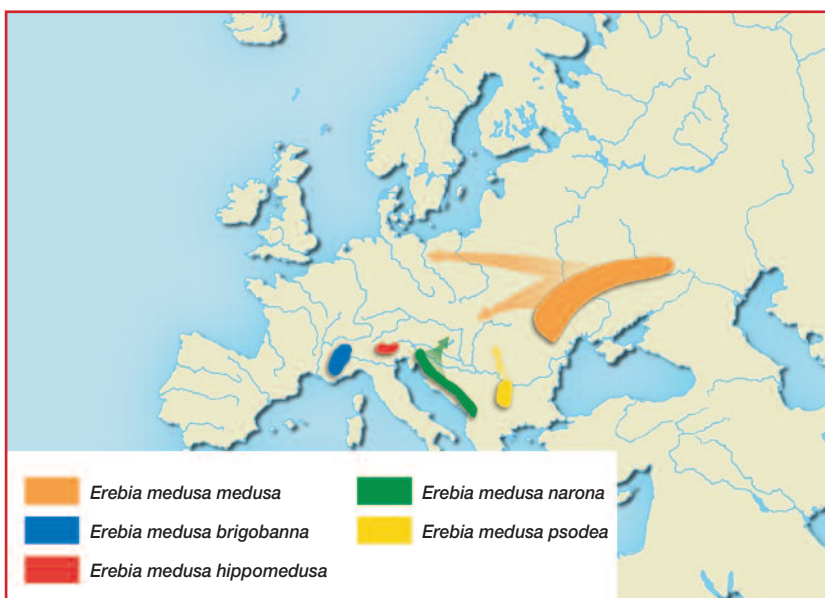
Migráció:

az állatok vándorlása más területre táplálkozási vagy szaporodási viszonyok következtében.

előforduló nappali lepkéknek. A Kárpát-medencében a domb- és hegyvidéki jellegű medence-peremterületeken, az Alpokalján és az Északi-középhegység északkeleti részén gyakori. Európa különböző részeiről származó 53 mintában 19 enzimlokuszt vizsgálva kitűnt, hogy az európai populációk legalább négy nagy és néhány lokális csoportra tagolódnak. A nyugati alfaj (*E. medusa brigobanna*) Franciaországtól Németországon át a Cseh-Érc-hegységig honos, és áréája itt kerül érintkezésbe a másik szélesen elterjedt alfajjal, amely a Bécsi-medencéből leírt, Csehország, Szlovákia, Románia és Észak-Magyarország nagy részén tenyésző nevezéktani törzsalakot (*E. medusa medusa*) képviseli. A harmadik fő populációcsoport: *E. medusa narona* areája a Balkán-félsziget nyugati részétől az Alpokalja és a Dunántúli-középhegység felé húzódik; a Vértesben élő izolátumát korábban önálló alfajként írták le (*E. medusa loricarum* Kovács, 1966). A Déli-Kárpátokban, a Bánátban és a Balkán csatlakozó részén ismét más alfajjal találkozunk: *E. medusa psodea*, sőt a Déli-Alpokban is honos egy markánsan eltérő izolátum: *E. medusa hippomedusa*. A fenti alfajok genetikai különbségei megerősítik azt a feltételezést, hogy ezek a populációcsoportok az utolsó eljegesedési időszakot különálló menedékterületeken vészelték át. A legnagyobb mértékű variabilitást a kelet-közép-európai populációk mutatták, összhangban azzal a feltételezéssel, hogy ennek a népességnek maradhatott fenn az utolsó glaciális során a legnagyobb, összefüggő populációja.

Szépen illeszkednek az előző képbe azok a nemrég elkezdődött vizsgálatok is, amelyek során az előzőekben tárgyalt taxonómiai és biogeográfiai szempontok szerint kiválasztott lepkefaj Kárpát-medencei populációinak genetikai variabilitását vizsgáltuk, különböző földrajzi skálákon. Két faj, a *Parnassius mnemosyne* és az *Euphydryas maturna* esetében szélesebb körű és finomabb léptékű vizsgálatok is folytak. A *Parnassius mnemosyne* populációit 11 földrajzi tájegységben és három síkvidéki izolátumban vizsgáltuk. Míg a Bükk hegységi populációk, amelyek a Bükk-fennsíkon összefüggő népességhálózatot (*metapopulációt*) alkotnak, őrzik genetikai változatosságukat, a „leszakadt” sajóládi

A policentrikus eurosibériai elterjedésű tavaszi szerezcsenlepké (*Erebia medusa*) alfajainak gócterületei és terjeszkedési irányai Európában



izolátumban **allél**vesztések mutatkoznak, ahogy ezt a **mikroszatellitek** vizsgálata igazolta. A zempléni-hegységi és a Körös-vidéki populációk a többitől genetikailag eltérőnek bizonyultak, „privát” allélokkal, ami arra vall, hogy önálló népesedések, és az előbbiektől eltérő **migrációs** irányokat képviselnek.

Az *Euphydryas maturna* az üde erdőszegélyek és a laza erdőstruktúrák jelzőfaja, amely a Dunántúlon és egész Közép-Európában általános és erős állománycsökkenést mutat. Vizsgált anyagunk legnagyobb része az Alföld keleti részéről származik (Bereg–Szatmári-síkság hazai és romániai része, Nyírség és Körös-vidék), de számos minta képviseli a Dél-Dunántúlt és az Északi-középhegység populációit is. A genetikai távolságok **dendrogram**ja itt – ellentétben a *P. mnemosyné*val – nem mutat régiók szerinti elkülönülést. A genetikai variabilitás legnagyobb része a régiókon belüli, a régiók közti differenciálódás csekély. Ennek magyarázatát abban találtuk meg, hogy az *Euphydryas maturna* tipikus *r-stratégista* faj, nagyszámú petéit egyetlen csomóba, több rétegben telepíti; a fiatal hernyók is társasan élnek. Az egyes populációmintákban az azonos nőténnytől származó utódok „család”-szerű egyedcsoportokká sűrűsödnek össze. Ezért kevés nőténnytől származó, nagyszámú utód pusztulása az egész népeséget veszélybe sodorhatja.

Végezetül feltehető a kérdés: érdemes-e ilyen típusú vizsgálatokkal foglalkozni. Mintegy 1990 óta, vezető folyóiratokban (*Evolution*, *Genetics*, *Journal of Biogeography*, *Molecular Ecology*, *Tree* stb.) megjelent tanulmányok sokasága mutatja, hogy e kérdések iránt jelentős, sőt egyre növekvő a nemzetközi érdeklődés, nemcsak elméleti, hanem alkalmazott, természetvédelmi biológiai oldalról is. Az ilyen típusú *populációs szintű vizsgálatokkal egyre szorosabbá válik a kapcsolat az evolúcióbiológia és az ökológia között is*. Nemcsak azt kérdezzük, hogy adott helyen-közösségben „hányan vannak” és „milyen eloszlásban”, hanem azt is, hogy „mit csinálnak”, „hogyan és miért változnak”, és az is érdekel bennünket, hogy mi az a genetikai program, amely a túrás és az alkalmazkodás lehetőségeit behatárolja, és milyen mikroevolúciós folyamatok játszódnak le a kompetíció, a predáció, a tápnövény- és **gazdaspecializáció**, a fitofág elleni kémiai védekezés stb. kapcsán.

Látni való, hogy az *Ecology and Evolution* nemcsak egy, mindig izgalmas új eredményekkel teli folyóirat címében van együtt („*TREE*”), hanem valóban ez a tudomány *trendje*, tartalmában és szemléletében is. Az „*ökológiai színen zajló evolúciós színjátéknak*” (Hutchinson) *nemcsak kódolt szövege van, hanem forgatókönyve is*. Szereplői jönnek-mennek, olykor sülyesztőbe is kerülnek. Azt, hogy a szereplők korábban milyenek voltak, merre jártak és mit csináltak, fáztak-e vagy épp melegük volt, ma már nem csak fossziliákat faggatva és hiányait merész hipotézisekkel kitöltve próbáljuk nyomon követni. A génekben kódolt információ arról is tanúskodik, hogy honnan jöttünk, hová megyünk, milyen utakat megtéve, és eközben kikkel érintkeztünk, keveredtünk; milyen genetikai kényszerfeltételeken, szűk „palacknyakokon” kellett átjutnunk. Látni való, hogy az ilyen folyamatok szempontjából a *Kárpát-medence* – a biológiai sokféleség genetikai szintjét tekintve is – kiemelkedő fontosságú, nemzetközi érdeklődésre számot tartó *fókuszterület*. Amit vizsgálhatunk: Kárpát-medencei közös természeti örökségünk része. *Kutatása és megőrzése felelősséget és feladatokat ró ránk*.

Dendrogram:

a hasonlósági és/vagy leszármazási kapcsolatok elágazó fa alakú ábrázolási módja. Vagy az élővilág rendszertani egységeinek (taxonok) hasonlósági mértékén alapul (fenogram), vagy pedig a leszármazási (genealogikus) kapcsolatokat fejezi ki (kladogram).

UPGMA dendrogram

(csoportátlag módszer):

távolságoptimalizáló módszer a hierarchikus klasszifikációban.

Gazdaspecializáció:

szűk gazdakörrel rendelkező élősködők vagy kórokozók azon tulajdonsága, hogy csak a meghatározott fajú gazdanövényt vagy gazdaállatot, esetleg annak is csak bizonyos változatait képesek megfertőzni.



Az Európa-szerte veszélyeztetett kis apollólepkét nálunk genetikailag változatos népeségek képviselik



Ajánlott irodalom

- Avise, J. C.: Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge, MA.: Harvard University Press, 1999.
- Avise, J. C. – Hamrick, J. L.: Conservation Genetics: Case Histories from Nature. New York – London: Chapman and Hall, 1996.
- Babik, W. – Branicki, W. – Sandera, M. – Litvinchuk, S. – Borkin, L. J. and Irwin, J. T.: Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. *Molecular Ecology*, 2004/13: 1469–1480.
- Council of Europe: The EMERALD Network – A Network of Areas of Special Conservation Interests, Strasbourg, 17. February 1998, Council of Europe, 1998: 1 – 39.
- Hewitt, G. M.: Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1996/58: 247–276.
- Hewitt, G. M.: The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 2000/405: 907–913.
- Krolopp, E. and Sümege, P.: Palaeoecological reconstruction of the late Pleistocene, based on loess malacofauna in Hungary. *GeoJournal*, 1995/36(2–3): 213–222.
- Lattin, G. de: Grundriss der Zoogeographie. Jena-Stuttgart: Fischer, 1967.
- Lenk, P. – Fritz, U. – Joger, U. and Wink, M.: Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). *Molecular Ecology*, 1999/8: 1911–1922.
- Meglész, E. – Neve, G. – Pecsénye, K. – Varga, Z.: Genetic variations in space and time in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera) populations in northeast Hungary. *Biological Conservation*, 1999/89(3): 251–259.
- Roderick, G. K.: Geographic structure of insect populations: Gene flow, phylogeography and their uses. *Annual Review Entomology*, 1996/41: 325–352.
- Santucci, F. – Emerson, B. C. – Hewitt, G. M.: Mitochondrial DNA phylogeography of European hedgehogs. *Molecular Ecology*, 1998/7: 1163–1172.
- Schmitt, Th. – Hewitt, G. M.: The genetic pattern of population threat and loss: a case study of butterflies. *Molecular Ecology*, 2004/13: 21–31.
- Soós Lajos: A Kárpát-medence Mollusca-faunája. Bp.: Magyar Királyi Természettudományos Társulat, 1943. pp. 478.
- Szymura, J. M.: Analysis of hybrid zones with *Bombina* In Harrison, R. G. (ed.): Hybrid zones and the evolutionary process. New York and Oxford: Oxford University Press, 1993: 261–289.
- Taberlet, P. – Fumagalli, L. – Wust-Saucy, A.-G. – Cosson, J.-F.: Comparative phylogeography and postglacial colonisation routes in Europe. *Molecular Ecology*, 1998/7: 453–464.
- Varga, Z.: Geographical Patterns of Biodiversity in the Palearctic and in the Carpathian Basin. *Acta Zoologica Hungarica*, 1995/41: 71–92.
- Varga, Z.: Biogeography and Evolution of the oraal Lepidoptera in the Palearctic. *Acta Zoologica Hungarica*, 1996/42(4): 289–330.
- Varga, Z.: Post-glacial dispersal strategies of Orthoptera and Lepidoptera in Europe and in the Carpathian basin. Proceedings of the 13. Colloquium of EIS, Leiden, 2001., 2003: 93–105.
- Williams, P. – Humphries, C. – Araújo, M.: Mapping Europe's Biodiversity. In: Delbaere (ed.): Facts and Figures on Europe's Biodiversity. State and Trends 1998–1999, European Centre for Nature Conservation, Tilburg, 1999: 12–20.
- Willis, K. J. – Sümege, P. – Braun M. – Tóth, A.: The late Quaternary environmental history of Bátorliget. NE Hungary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1995/118: 25–47.
- Willis, K. J. – Rudner, Z. E. and Sümege, P.: Full glacial forests of Central and South Eastern Europe. *Quaternary Research*, 2000/53: 203–213.
- Zajc, I. – Arntzen, J. W.: Phylogenetic relationships of the European newts (genus *Triturus*) tested with mitochondrial DNA sequence data. *Contributions to Zoology* (The Hague), 1999/68(2): 73–81
- Zólyomi, Bálint: Die Mitteldonau-Florenscheide und das Dolomitphänomen. *Botanikai Közlemények*, 1949/39: 209–224.